Copyright © 1990 de la Asociación Iberoamericana de Biología Evolutiva (ASIBE)

PANBIOGEOGRAFIA: FUNDAMENTOS Y METODOS

JUAN J. MORRONE & JORGE V. CRISCI

Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva, Museo de La Plata. Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina

ABSTRACT

Panbiogeography is a methodological approach to historical biogeography, originally developed by the botanist León Croizat (1894-1982). The method mainly consists in: (1) plotting distributions of plants and or animals on maps and connecting their disjunct distribution areas together with lines called individual tracks; and (2) looking for coincidence among individual tracks in order to determine generalized tracks. Generalized tracks indicate the pre-existence of a widespread ancestral biota, subsequently fragmented by geological or climatic changes. Panbiogeographic main concepts are: *individual track* (line drawn on a map of distribution of a taxon), *generalized track* (set of coincident individual tracks), *node* (area where two or more generalized tracks overlap), *baseline* (diagnostic character uniting tracks), and *main massing* (spatial concentration of diversity within a taxon). Two panbiogeographic quantitative methods are available, one based on graph theory and the other based on character- compatibility analysis. In contrast to cladistic biogeography, panbiogeography: (1) allows to identify the composite nature of an area; (2) can simultaneously detect a great number of different patterns; (3) do not depend strictly on systematic information. It is here proposed that panbiogeography and cladistic biogeography can be integrated in the same biogeographic analysis, the former recognizing the areas composing the same generalized track, and the latter hypothesizing on the sequence of fragmentation of those areas.

"Guiados por un nuevo paradigma, los científicos adoptan nuevos instrumentos y buscan en lugares nuevos. Lo que es todavía más importante, durante las revoluciones los científicos ven cosas nuevas y diferentes al mirar con instrumentos conocidos y en lugares en los que ya habían mirado antes".

Thomas Kuhn, 1971:176

INTRODUCCION

A partir de De candolle (1820) se distingue entre la biogeografía ecológica, que analiza la distribución de los seres vivos en función de sus adaptaciones a condiciones actuales del medio, y la biogeografía histórica, que explica dichas distribuciones en términos de factores históricos, es decir, aquellos que ya no intervienen en la actualidad. Por más de un siglo, la biogeografía histórica estuvo enmarcada en la tradición dispersionista iniciada por Darwin (1859) y Wallace (1876), y continuada, entre otros, por Matthew (1915), Simpson (1940), Mayr (1946) y Darlington (1957). Esta visión suponía básicamente que a partir de centros de origen las especies se dispersaban atravesando barreras preexistentes. En la década del 50, León Croizat propuso que "la vida y la Tierra evolucionan juntas", significando con ello que las barreras evolucionan conjuntamente con las biotas. Cabe destacar que Croizat postuló estas ideas en una época en que la deriva continental ya no era aceptada por los geólogos.

El nuevo paradigma biogeográfico propuesto por Croizat se denominó panbiogeografía (Croizat, 1952, 1958, 1964, 1976, 1981). El método de la panbiogeografía consiste fundamentalmente en marcar en un mapa las localidades donde se distribuye un taxon determinado, conectando los puntos marcados mediante la línea de menor distancia, denominada trazo individual. En los sitios donde se superponen varios trazos individuales se delinean los trazos generalizados. Croizat consideró que los trazos generalizados indicaban una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado, fragmentada por eventos físicos (tectónicos, climáticos, cambios del nivel del mar).

En un principio, las ideas de Croizat fueron casi unánimemente ignoradas, hasta que un grupo de biólogos del American Museum of Natural History de New York asoció su concepto de trazo con la metodología propuesta por la Sistemática Filogenética de Hennig (1966), creando la biogeografía cladística o de la vicarianza (Rosen, 1976, 1978; Nelson, 1969, 1973, 1974, 1978; Platnick & Nelson, 1978; Nelson & Platnick, 1980, 1981). Algo más tarde un grupo de biólogos neozelandeses retomó las ideas de Croizat en su dimensión original y formalizó su método (Craw, 1979, 1982, 1983, 1984a, 1984b, 1985, 1987, 1988a, 1988b; Craw & Gibbs, 1984; Craw & Weston, 1984, Heads, 1985; Page, 1987; Craw & Page, 1988; Grehan, 1988a; Grehan & Henderson, 1988).

Recientemente ha surgido un intenso y apasionado debate entre los partidarios de la panbiogeografía y los de la biogeografía cladística acerca de los valores relativos de ambos enfoques (Croizat, 1982; Craw, 1982, 1983, 1988a, 1988b; Craw & Weston, 1984; Seberg, 1986; Page, 1987; Platnick & Nelson 1988; Humphries & Seberg, 1989). Por ello, un examen crítico de los fundamentos de la panbiogeografía, de sus aplicaciones empíricas y de su relación con la biogeografía cladística parece apropiado. La escasez de aportes sobre el tema en nuestro idioma justifica aún más este intento. Esta revisión se dirige fundamentalmente a los biólogos sistemáticos que pretenden aplicar la metodología de la panbiogeografía en sus trabajos o que deseen interpretar resultados obtenidos por otros investigadores. No descartamos, sin embargo, el interés que pudiera suscitar en biólogos de otras orientaciones, en geólogos y en estudiantes avanzados de Ciencias Naturales.

Los principales objetivos del presente trabajo son:

1. Caracterizar brevemente los conceptos básicos de la panbiogeografía;
2. exponer los métodos cuantitativos desarrollados hasta el momento;
3. presentar algunos resultados de su aplicación;
4. analizar las semejanzas y diferencias entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística; y
5. discutir la posible integración entre ambos enfoques.

FUNDAMENTOS DE LA PANBIOGEOGRAFIA

Croizat (1958) describió la panbiogeografía como una "síntesis introductoria de fitogeografía, zoogeografía y geología". El interés de Croizat se centraba en la similitud que mostraban los patrones de distribución de distintos taxa, más que en la similitud global entre biotas disyuntas. Asimismo, pretendía que los resultados de los análisis biogeográficos pudieran interactuar directamente con la geología, independientemente de un modelo geológico particular (Craw & Weston, 1984; Craw, 1988a; Craw & Page, 1988).

La panbiogeografía surgió como una reacción frente a la biogeografía de la dispersión. En lugar de la idea tradicional de centros de origen y de dispersiones aleatorias a partir de ellos, considera que las distribuciones de los taxa evolucionan en dos etapas (Grehan, 1988a):

1. Cuando los factores climáticos y geográficos son favorables, los organismos se hallan en estado de "movilidad", por lo que su área de distribución geografica se expande activamente; y
2. cuando los organismos han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, su distribución se estabiliza. Este período de estabilidad o "inmovilidad" permite el aislamiento espacial de po-

blaciones en distintos sectores del área mediante barreras, y la consecuente diferenciación de nuevos taxa.

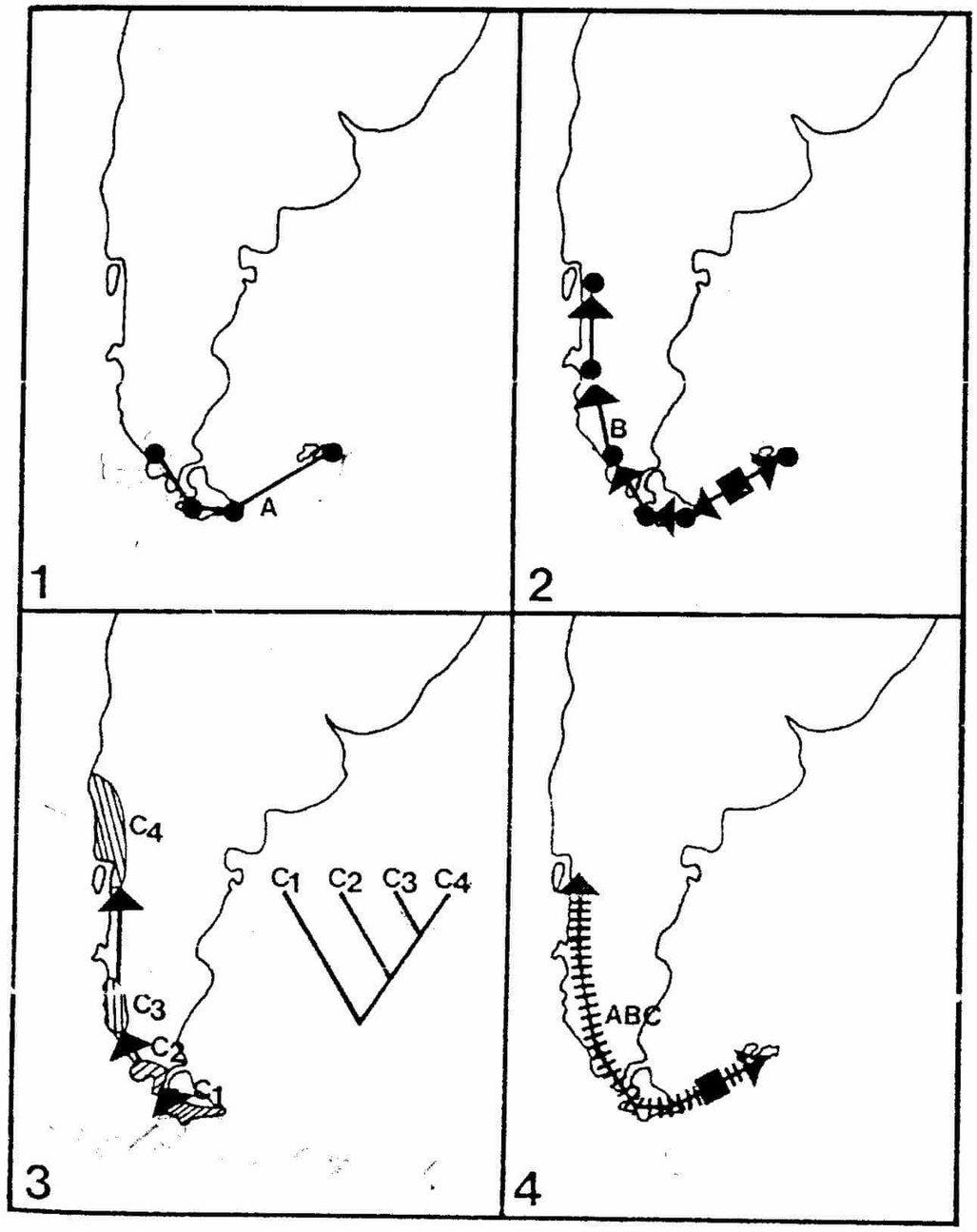
La panbiogeografía está sustentada por cinco conceptos básicos: trazo individual, trazo generalizado, nodo, línea de base y centro de masa. El concepto panbiogeográfico fundamental es el de *trazo individual* ("individual track"), originado en los trabajos de Van Steenis (1934-1935) y Skottsberg (1936). El trazo individual representa las coordenadas del taxon en el espacio, es decir el sector del espacio en el cual la evolución de ese taxon tiene lugar. Operativamente, un trazo individual consiste en una línea que conecta en un mapa las localidades o áreas de distribución disyuntas de un taxon o grupo de taxa relacionados (Croizat, 1958; Croizat *et al.*, 1974; Craw, 1979, 1983, 1985, 1988a, 1988b; Henderson, 1985; Heads, 1987; Page, 1987).

Existen distintas maneras para delinear un trazo individual. La más simple consiste en conectar las localidades en que se distribuye un taxon de acuerdo con su proximidad geográfica (como el trazo correspondiente al taxon A en la Fig. 1). Luego de delineado, se debe determinar la dirección del trazo individual, es decir orientarlo. Para ello se propone una hipótesis sobre su *línea de base* ("baseline"), de acuerdo con los rasgos tectónicos mayores que el trazo atraviesa, tal como una plataforma oceánica (Craw, 1983, 1988a; Craw & Page, 1988) (ver orientación del taxon B en la Fig. 2). También puede emplearse la información cladística para orientar el trazo (Craw, 1983), uniendo las localidades de cada taxon con las de su grupo hermano (Fig. 3). Una tercera forma de orientar un trazo individual es a partir de un *centro de masa* ("main massing"), que es un centro de mayor diversidad del taxon considerado (Heads, 1987; Craw, 1983, 1988a; Craw & Heads, 1988; Grehan & Henderson, 1988)

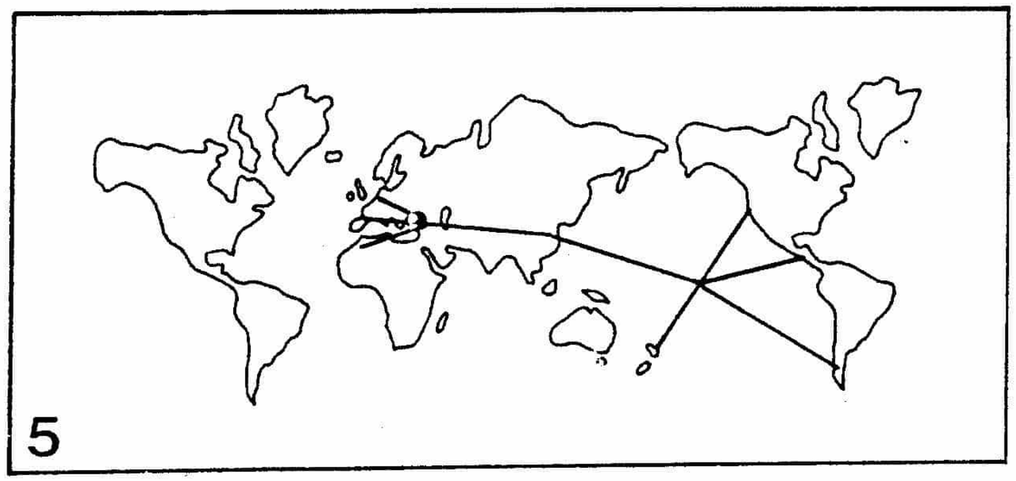
La coincidencia de varios trazos individuales determina un *trazo generalizado* ("generalized track") (Fig. 4). El trazo generalizado, delimitado por lo que Grehan (1988c) califica como homología geográfica, representa una biota ancestral, fragmentada por eventos físicos o geológicos.

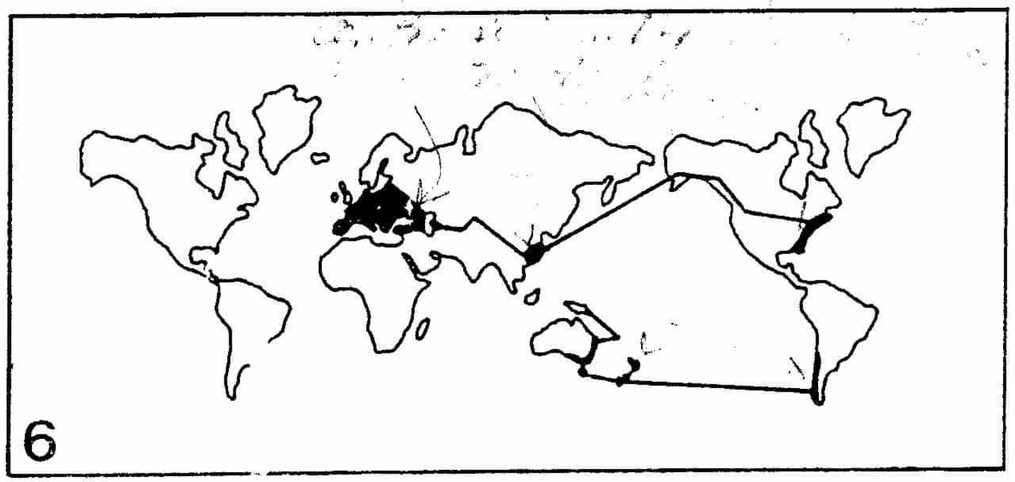
Las localidades o áreas particularmente complejas, en donde dos o más trazos generalizados se superponen, se denominan *nodos* ("nodes") (Craw, 1982, 1983, 1988a; Page, 1987). Los nodos representan fragmentos de mundos bióticos y geológicos ancestrales diferentes que se relacionan en espacio-tiempo, como respuesta a algún cambio tectónico, como por ejemplo la colisión de dos masas continentales para formar una área compuesta.

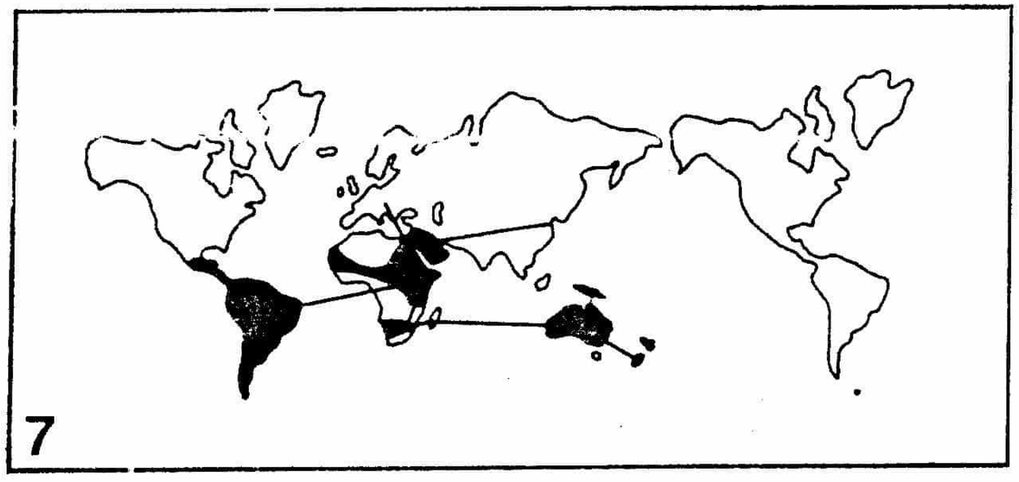
Con el objeto de ejemplificar estos conceptos, nos referiremos brevemente al problema planteado por la distribución geográfica de varios taxa



FIGURAS 1-4. *Trazos individuales y trazo generalizado. Fig. 1*, construcción de un trazo individual. *Fig. 2*, construcción de un trazo individual y orientación mediante una línea de base. *Fig. 3*, construcción de un trazo individual y orientación mediante información cladística. *Fig. 4*, construcción de un trazo generalizado, por la superposición de los trazos individuales de las Figs. 1-3.







FIGURAS 5-7. *Distribuciones geográficas y trazos individuales*. *Fig. 5*, trazo individual de *Leiopelma* y taxa afines (Amphibia). *Fig. 6*, trazo individual de *Nothofagus-Fagus* (Fagaceae. *Fig. 7*, trazo individual de las Ratitas (Aves).

distribuidos en los continentes australes. El género *Leiopelma* (Amphibia), estudiado por Croizat (1958) y Craw (1985), resulta particularmente interesante. Por tratarse del único anfibio de Nueva Zelanda, había concitado previamente la atención de varios biogeógrafos dispersionistas (Hutton, 1873; Myers, 1953; Darlington, 1957). Croizat (1958) delineó el trazo del grupo integrado por *Leiopelma* y taxa afines (el género *Ascaphus* y las familias Rhinophrynidae y Discoglossidae). Este trazo, que conecta Nueva Zelanda, el sur de América del Sur, América Central, el oeste de América del Norte, el sudeste asiático y Europa, ilustra una línea de base transpacífica (Fig. 5).

Otros dos taxa distribuidos en varias áreas australes que podrían, en principio, ser analizados junto con *Leiopelma*, son las plantas del género *Nothofagus* (Fagaceae) y el grupo de aves Ratitas. *Nothofagus* se distribuye en el sur de América del Sur, Australia, Nueva Zelanda, Nueva Guinea y Nueva Caledonia, mientras que su género más afin, *Fagus*, se distribuye en el Hemisferio Norte. En *Nothofagus* existen dos centros de masa, América del Sur Austral y la porción más oriental de la región australiana (Craw, 1985; Grehan, 1988c). Estos centros de masa permiten orientar el trazo a través del Océano Pacífico (Fig. 6). Las Ratitas se distribuyen en todos los continentes australes y se encuentran fósiles en Europa, Asia y Madagascar. En contraposición con *Leiopelma* y *Nothofagus*, se orientan a través de los océanos Atlántico e Indico, sobre la base de sus afinidades cladísticas (Craw, 1985; Grehan, 1988c), como se ilustra en la Fig. 7.

A pesar de la simpatría de estos taxa en Australasia y el sur de América del Sur, y de haber sido considerados por algunos biogeógrafos cladistas (Patterson, 1981; Humphries, 1981) como integrantes de una misma biota gondwánica, un análisis panbiogeográfico permite inferir que sólo los patrones de distribución de *Leiopelma* y *Nothofagus* son homólogos, es decir que pertenecen a una misma biota ancestral. Dicha biota resulta distinta de la biota de las Ratitas.

Otras aplicaciones de los métodos panbiogeográficos pueden hallarse en Croizat (1952, 1958, 1961, 1964, 1965, 1976); Grehan (1984, 1988a, 1984b, 1984c); Chiba (1988); Climo (1988); Craw (1988a, 1988b, 1989b) y Grehan & Henderson (1988).

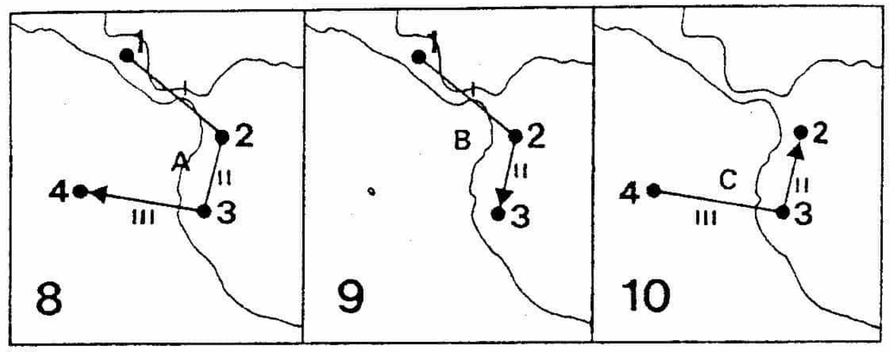
METODOS CUANTITATIVOS EN LA PANBIOGEOGRAFIA

Existen dos métodos panbiogeográficos cuantitativos, uno propuesto por Page (1987) y otro formalizado por Craw (1988a, 1989a).

El método propuesto por Page (1987) se fundamenta en la teoría de grafos (Harary, 1969; Mayeda, 1972; Wilson & Beinke, 1979). El análisis de trazos de Croizat equivale al diseño de un árbol valuado mínimo, es decir un grafo que conecta todas las localidades de un taxon de modo que la suma de las distancias sea mínima. De acuerdo con Page (1987), la elección del arbol valuado mínimo para construir los trazos es metodológica, guiada por el principio de la simplicidad (para una discusión de este principio véase Crisci, 1982).

Una vez confeccionados los trazos, se vuelcan a matrices de conectividad y de incidencia. Las *matrices de conectividad* son matrices *n* x *n*, donde "*n*" es el número de puntos (localidades o áreas de distribución). Para cada par de puntos, el "1" en la matriz indica que la dirección de la línea va del primero (fila) al segundo punto (columna). Dados los trazos individuales de tres taxa hipotéticos (Figs. 8-10), las matrices de conectividad correspondientes se presentan en las Figs. 11-13. Las matrices de conectividad permiten comparar cuantitativamente los trazos entre sí. Si las matrices A y B se reúnen en una matriz de conectividad global (Fig. 14), vemos números "1" a un lado de la diagonal principal, ya que no hay informacion contradictoria, es decir, los trazos individuales son homólogos. En cambio, si se reúnen las matrices B y C (Fig. 15), los "1" a ambos lados de la diagonal muestran incongruencia, es decir que los trazos no son homólogos. Idéntico resultado se obtiene al reunir A, B y C (Fig. 16). Para determinar la asociación entre elementos de matrices distintas y la probabilidad de que las observaciones sean consistentes con una hipótesis nula, las matrices de conectividad pueden someterse a pruebas estadísticas (Mantel, 1967; Sokal & Oden, 1978a, 1978b; Sokal, 1979; Douglas & Endler, 1982; Dietz, 1983; Schnell *et al.*, 1985). A partir de estas matrices es posible obtener índices de conectividad, en que las áreas comunes a varios trazos individuales poseerán índices altos y serán identificadas como probables nudos, es decir sitios de origen compuesto. También las matrices de conectividad permitirían identificar hipótesis cladísticas incorrectas y áreas compuestas, *a priori* tomadas como únicas.

Las *matrices de incidencia* son matrices *i* x *j*, donde "*i*" es el número de puntos (localidades o áreas) y "*j*" el número de segmentos que conectan dichos puntos. El "j" señala que el segmento "*j*" conectado al punto "*i*" sale desde éste hacia afuera, si la línea llega al punto "*i*" se indica con "-1" y si no hay conexión con "0". En las figs. 17-19 se representan las matrices de incidencia de los taxa A, B y C. Al comparar los trazos A y B no existe conflicto, pero B + C o A • C muestran los mismos elementos, aunque con polaridades opuestas. Las matrices de incidencia permiten identificar



11

	1	2	3	4
1	-	1	0	0
2	0	-	1	0
3	0	0	-	1
4	0	0	0	-

12

	1	2	3	4
1	-	1	0	0
2	0	-	1	0
3	0	0	-	0
4	0	0	0	-

13

	1	2	3	4
1	-	0	0	0
2	0	-	0	0
3	0	1	-	0
4	0	0	1	-

14

	1	2	3	4
1	-	1	0	0
2	0	-	1	0
3	0	0	-	1
4	0	0	0	-

15

	1	2	3	4
1	-	1	0	0
2	0	-	1	0
3	0	1	-	0
4	0	0	1	-

16

	1	2	3	4
1	-	1	0	0
2	0	-	1	0
3	0	1	-	1
4	0	0	1	-

17

	I	II	III
1	1	0	0
2	-1	1	0
3	0	-1	1
4	0	0	-1

18

	I	II	III
1	1	0	0
2	-1	1	0
3	0	-1	0
4	0	0	0

19

	I	II	III
1	0	0	0
2	0	0	0
3	0	1	-1
4	0	0	1

FIGURAS 8-19. *Trazos individuales, matrices de conectividad y matrices de incidencia. Figs. 8-10,* construcción de trazos individuales. *Figs. 11-13,* construcción de la matrices de conectividad correspondientes a cada uno de los trazos de las Figs. 8-10. *Fig. 14,* matriz de conectividad global producto de la combinación de las matrices de las figs. 11 y 12. *Fig. 15,* matriz de conectividad global producto de la combinación de las matrices de las figs. 12 y 13. *Fig. 16,* matriz de conectividad global producto de la combinación de las matrices de las figs. 11-13. *Figs. 17-19.* Matrices de incidencia correspondientes a los trazos de las Figs. 8-10.

elementos comunes a varios trazos individuales, los que representan posibles líneas de base.

En resumen, el algoritmo propuesto comprende los siguientes pasos (Page, 1987; Craw & Page, 1988; Craw, 1989a):

1. Construir trazos individuales para grupos monofiléticos de plantas y/o animales, conectando las localidades donde se distribuyen mediante un árbol valuado mínimo.
2. Orientar los trazos individuales a partir de líneas de base previamente reconocidas, hipótesis cladísticas o uniones entre centros de masa.
3. Construir matrices de conectividad para los trazos individuales y una matriz de conectividad global para todos ellos reunidos.
4. Evaluar estadísticamente la congruencia entre los trazos a partir de las matrices de conectividad. Las localidades con índices de conectividad altos representan nudos. Los circuitos con trazos incongruentes se deben a hipótesis cladísticas incorrectas o a la presencia de áreas compuestas.
5. Construir matrices de incidencia para reconocer trazos orientados en la misma dirección, los que se consideran homólogos.
6. Indicar en un mapa los trazos generalizados, las líneas de base, los nudos y los centros de masa.

Merece destacarse que aún no existe una aplicación empírica del método propuesto por Page (1987).

Craw (1988a, 1989a) formalizó el segundo método cuantitativo de la panbiogeografía, basado en la compatibilidad de caracteres empleada en la sistemática (Wilson, 1965; Le Quesne, 1969, 1982; Meacham, 1984). El análisis de compatibilidad de caracteres define un carácter doble-estado como derivado una única vez ("uniquely evolved") si luego de aparecer en la historia de un grupo no revierte al estado ancestral. Dos caracteres diferentes no pueden ambos ser derivados una única vez, si aparecen las cuatro combinaciones posibles de sus estados (o tres, si excluimos aquella que contiene los dos estados ancestrales). En este sentido, caracteres compatibles son aquellos que cuando se comparan entre sí no se contradicen. Al conjunto de caracteres compatibles entre sí se lo llama *"clique"*; el menor número posible de caracteres compatibles es 2 y el mayor *"n"*, siendo *"n"* el numero total de caracteres. Para esta técnica, la mejor hipótesis filogenética será aquella sustentada por el "clique" mayor.

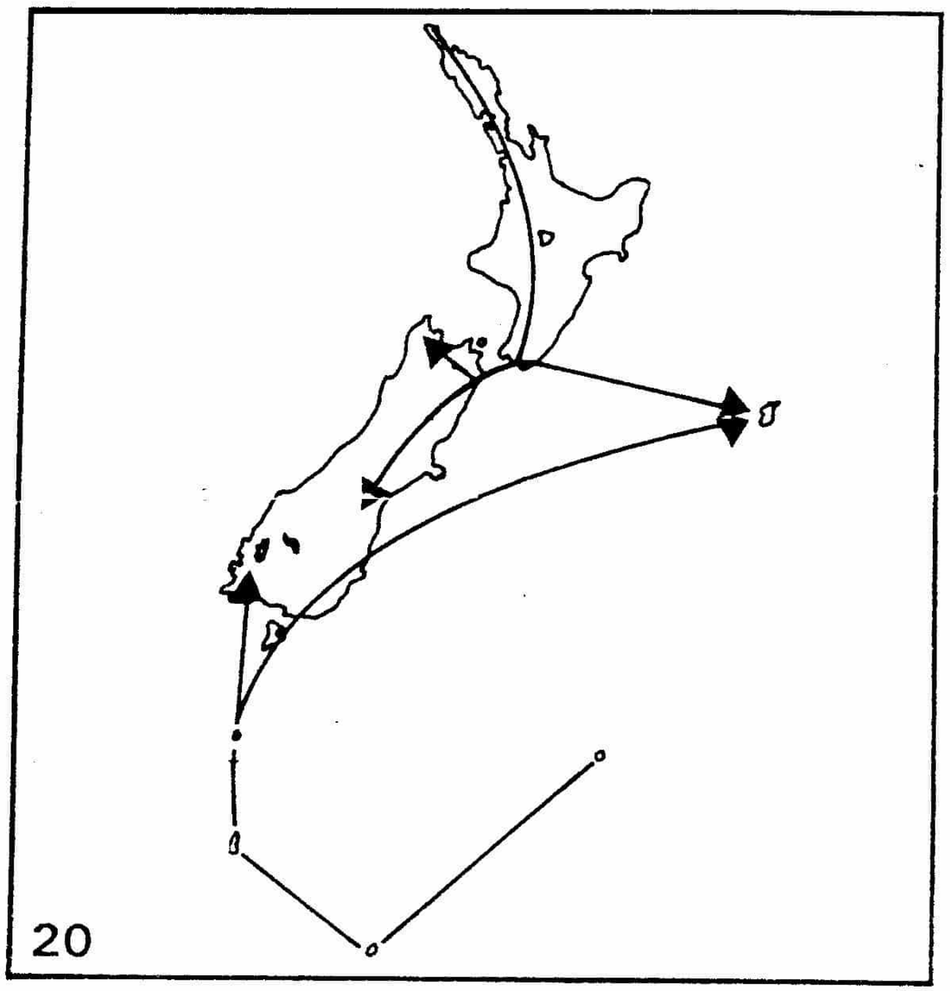
En el método de Craw (1988a, 1989a) los trazos individuales son codificados y volcados a una matriz de áreas por trazos, que se analiza en busca de compatibilidad entre los trazos. El conjunto de trazos compatibles entre sí representan un "clique", el que se emplea para construir el grafo generalizado que conecta las áreas, trazándoselo sobre un mapa para identificar sus líneas de base.

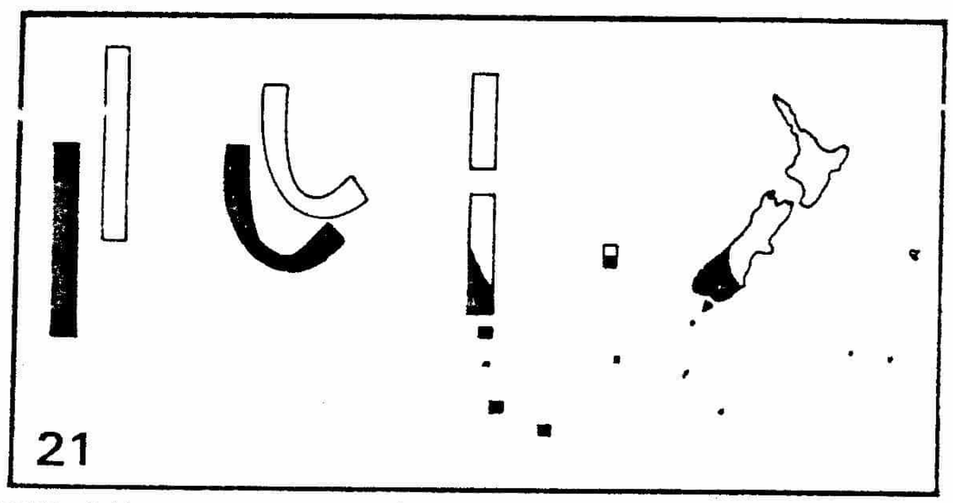
Para permitir la evaluación estadística pueden generarse al azar matrices del mismo tamaño que la matriz real, con el algoritmo BIPART (Wormald, 1984). Cuanto mayor sea el número de matrices generadas al azar que presenten "cliques", iguales o mayores que los obtenidos a partir de los datos reales, menor será la significación estadística del trazo generalizado.

En síntesis, el algoritmo comprende los siguientes pasos (Craw, 1989a):

1. Construir trazos individuales para grupos monofiléticos de plantas y/o animales, conectando las localidades donde se distribuyen mediante un árbol valuado mínimo.
2. Construir una matriz de áreas por trazos individuales, en la que la presencia se representa con un "1" y la ausencia con un "0".
3. Hallar el mayor "clique" de trazos individuales compatibles, que será considerado como un trazo generalizado.
4. Evaluar estadísticamente el trazo generalizado.
5. Identificar las líneas de base.
6. Indicar en un mapa los trazos generalizados, las líneas de base, los nudos y los centros de masa.

La aplicación de este segundo método puede ilustrarse con un ejemplo empírico, referido a las relaciones biogeográficas de las islas subantárticas Chatham, ubicadas al este de Nueva Zelanda (Craw 1988a). Este autor seleccionó 32 trazos individuales de especies de Poaceae, Epacridaceae, Asteraceae, Anthribidae y Curculionidae, entre otros, distribuidos en las Chatham, las islas Norte y Sur de Nueva Zelanda y otras islas subantárticas cercanas. A partir de ellos construyó dos matrices de áreas x trazos individuales, las que analizó con el programa PHYLIP;(Felsenstein, 1986). Las dos intersecciones de "cliques" de mayor longitud, interpretadas como trazos generalizados, relacionaban por un lado las islas Chatham con la isla Sur de Nueva Zelanda e islas subantárticas, y por otro con la isla Norte de Nueva Zelanda, ambos con líneas de base diferentes (Fig. 20). La convergencia de los dos trazos generalizados en las islas Chatham permite identificarlas como un nudo.





FIGURAS 20-21. *Fig. 20*, dos trazos generalizados obtenidos por Craw (1988a) conectando las Islas Chatham, las Islas Norte y Sur de Nueva Zelanda, e islas subantárticas cercanas. *Fig. 21*, modelo de arcos paralelos para explicar el origen geológico de Nueva Zelanda.

De acuerdo con Craw (1988a), los resultados obtenidos pueden ser explicados mediante el modelo de arcos paralelos (Lillie, 1980; Kamp, 1986), según el cual el desarrollo de Nueva Zelanda e islas subantárticas se debe al curvamiento y posterior fragmentación de dos arcos inicialmente paralelos, debido a la actividad tectónica (Fig. 21). Este modelo explica por qué, en el trazo generalizado del Sur, las islas Chatham se relacionan con la isla Sur de Nueva Zelanda en lugar de hacerlo con las islas Campbell y Antípodas. Los dos grupos de áreas se sitúan a ambos lados de la falla Campbell, indicando que el movimiento a lo largo de ella fue el principal evento vicariante que fragmentó las biotas ancestrales.

RELACION ENTRE BIOGEOGRAFIA CLADISTICA Y PANBIOGEOGRAFIA

La biogeografía cladística reposa sobre una relativa analogía entre la biogeografía y la sistemática. Para ello, trata los taxa como caracteres del análisis cladístico de las áreas que habitan. Sobre la base de cladogramas de diferentes taxa animales y/o vegetales, en los que se remplazan los taxa terminales por las áreas que habitan, se obtienen cladogramas de áreas particulares. La congruencia entre ellos permite obtener un cladograma general de áreas, en el que la secuencia de las áreas indica su separación histórica. Existen distintos métodos para obtener cladogramas generales de áreas, entre los que cabe citar el análisis de los componentes (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1986), la simplicidad cuantitativa (Wiley, 1987) y la compatibilidad de componentes (Zandee & Roos, 1987)

En principio, es posible señalar algunas equivalencias conceptuales entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística. Los trazos individuales podrían ser considerados equivalentes a cladogramas de áreas particulares; los trazos generalizados, a cladogramas generales de áreas, y las líneas de base equivaldrían a los puntos de bifurcación del cladograma general de áreas (Craw, 1988a).

A pesar de estas similitudes, la relación entre la biogeografía cladística y la panbiogeografía ha sido bastante conflictiva (Croizat, 1982; Craw, 1983, 1984b). Los biogeógrafos cladistas tradicionalmente han considerado a la panbiogeografía como la precursora de la biogeografía cladística (Ball, 1976; Rosen, 1978; Nelson & Platnick, 1981; Nelson, 1983; Seberg, 1986) o como una forma de esta (Myers & Giller, 1988). Merece destacarse la posición extrema y aislada de Patterson (1981), quien descalifica a la panbiogeografía por considerarla un método fenético. Por otro

lado, Croizat (1982) y los panbiogeógrafos en general (Craw 1982, 1983, 1988ab; Craw & Weston 1984) han discutido enfáticamente las diferencias metodológicas y epistemológicas entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística.

Con respecto a las diferencias metodológicas, Craw (1982, 1983) considera que el enfoque panbiogeográfico permite identificar la naturaleza compuesta de un área, mostrando los diferentes orígenes de su biota. Es de aplicación más general que la biogeografía cladística, ya que puede detectar un gran número de patrones aun cuando éstos se hallen en conflicto. Para Page (1987) un análisis panbiogeográfico, a diferencia de uno cladístico, no depende en forma estricta de la Sistemática, pudiendo además incorporar directamente la información espacial como parte del análisis.

En relación con las diferencias epistemológicas, Craw & Weston (1984) discuten la metodología de los programas de investigación de Lakatos (1978), sosteniendo que la biogeografía cladística y la panbiogeografía son programas de investigación progresivos rivales. De acuerdo con estos autores, la diferencia básica entre ambos programas de investigación se halla en sus respectivos *núcleos fuertes* (conjunto de postulados, explícitos o implícitos, irrefutables por decisiones metodológicas de quienes los proponen). La biogeografía cladística acepta la posibilidad de que existan patrones de distribución al azar, investigando si varios cladogramas de área muestran patrones repetidos (igual una historia en común), pero no incluye supuestos sobre los procesos que originaron la distribución geográfica vicarianza o dispersión). La panbiogeografía supone que existe congruencia entre los patrones de distribución dentro de un mínimo de trazos y nodos, con mayor énfasis en la vicarianza como proceso que origina la distribución. Los cladogramas empleados por la biogeografía cladística resulta de análisis que reconocen grupos naturales (igual monofiléticos) de taxa, agrupados por homologías de forma. En la panbiogeografía los trazos generalizados resultan de la distribución geográfica de los taxa, y permiten delimitar biotas ancestrales sobre la base de homologías biogeográficas. Craw & Weston (1984) comentan varias predicciones geológicas efectuadas por Croizat (1958, 1961, 1964), con la intención de demostrar que la panbiogeografía es el más exitoso de los programas de investigación de la biogeografía histórica.

Desde la biogeografía cladística se han levantado críticas hacia determinados procedimientos de la panbiogeografía. Platnick & Nelson (1988) y Humphries & Seberg (1989) cuestionaron la orientación de los trazos por cercanía geográfica, ya que para ellos los estudios sistemáticos deben preceder a los biogeográficos y la información cladística propuesta por la sistemática debe ser la orientadora de los trazos. Su crítica invalida en consecuencia la construcción de árboles valuados mínimos basados sólo en distancias geográficas. Platnick & Nelson (1988) consideraron a la panbiogeografía como un método destinado a brindar respuestas rápidas en ausencia de análisis cladísticos. Por último, algunos conceptos centrales de la panbiogeografía han sido criticados; por ejemplo Platnick & Nelson (1988) y Humphries & Seberg (1989) consideraron el concepto de centro de masa similar al de centro de origen, y por lo tanto pasible de las críticas que la biogeografía cladística hace a dicho concepto.

PANBIOGEOGRAFIA Y BIOGEOGRAFIA CLADISTICA: ¿METODOS EXCLUYENTES O COMPLEMENTARIOS?

Básicamente, los análisis biogeográficos históricos constan de dos etapas: (1) determinar áreas de endemismo; y (2) reconstruir su historia. Los ciclos de vicarianza endemismo, y posterior dispersión de los taxa que habitan determinadas áreas, hacen que éstas pierdan su integridad y se tornen híbridas (Cracraft, 1988). Por ello, cuando se intenta reconstruir la historia de estas áreas usualmente emergen patrones generales en conflicto con respecto a su historia. Esta complejidad ha sido puesta en evidencia por recientes trabajos empíricos de biogeografía cladística (Cracraft, 1988; Crisci *et al.*, inéd.).

Dada la posibilidad que ofrece la panbiogeografía para reconocer si supuestas áreas de endemismo en realidad poseen un origen complejo (Craw, 1982, 1983) y teniendo en cuenta, además, la capacidad de la biogeografía cladística de proponer hipótesis sobre la secuencia de separación de un conjunto de áreas, surge una posible forma de integrar ambas metodologías en un mismo análisis.

Supongamos cuatro taxa hipotéticos distribuidos como se observa en la Fig. 22, con sus cladogramas correspondientes. La intersección de los cladogramas de áreas produce un cladograma general de áreas no informativo. En una primera etapa, un análisis panbiogeográfico mostraría la existencia de dos trazos generalizados (Fig. 23), uno relacionando América del Sur con Australia, Nueva Zelanda y el Sur de Africa, y otro uniendo América del Sur con el norte de Africa, el sudeste asiático y Nueva Guinea. En este caso particular, América del Sur no se comporta como una única área de endemismo ya que habitarían en ella elementos pertenecientes a dos trazos generalizados diferentes.

Una vez determinados ambos trazos generalizados, puede pasarse a una segunda etapa, en la que se intentará reconstruir por separado la se-

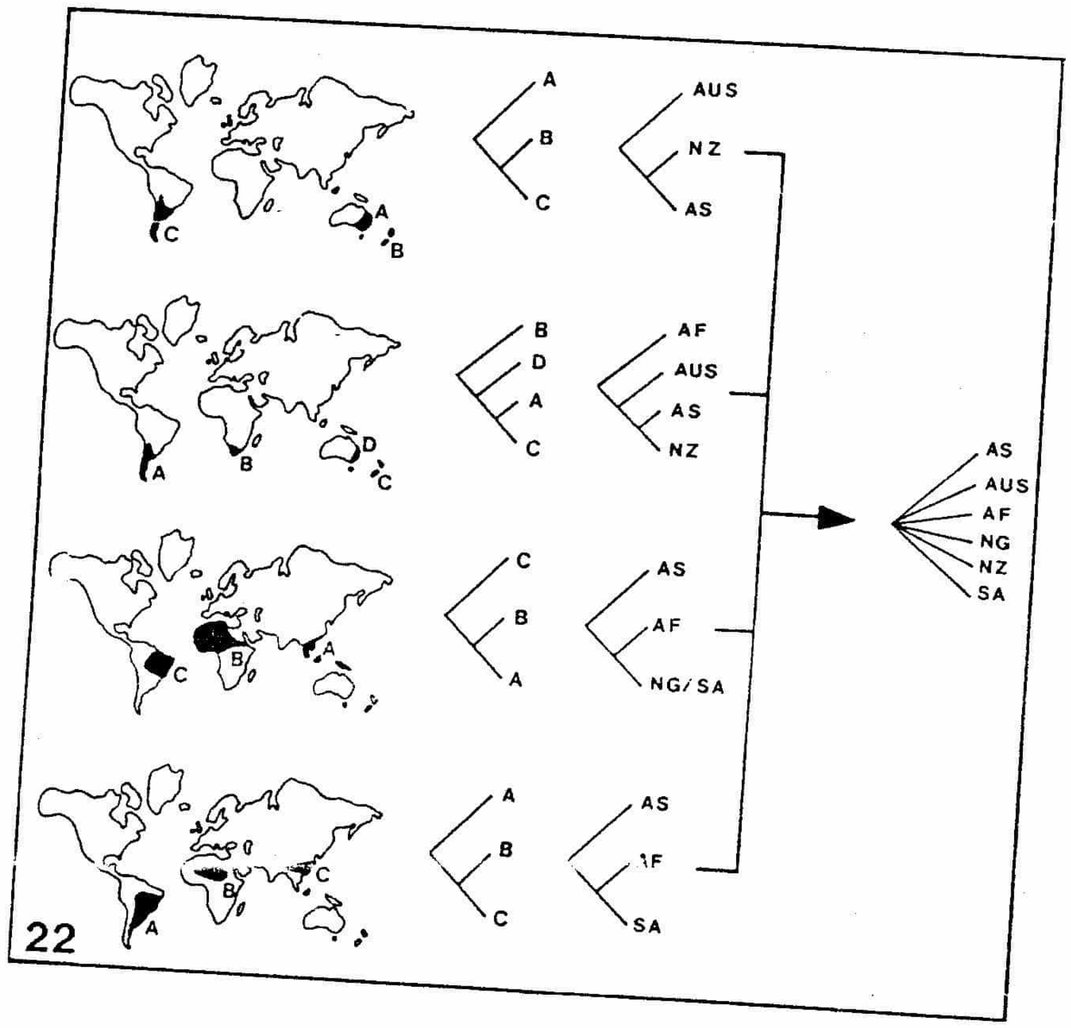


FIGURA 22. *Análisis biogeográfico cladístico de cuatro taxas hipotéticos*. Se incluyen las distribuciones geográficas, análisis cladísticos, los cladogramas de áreas y el cladograma general de áreas.

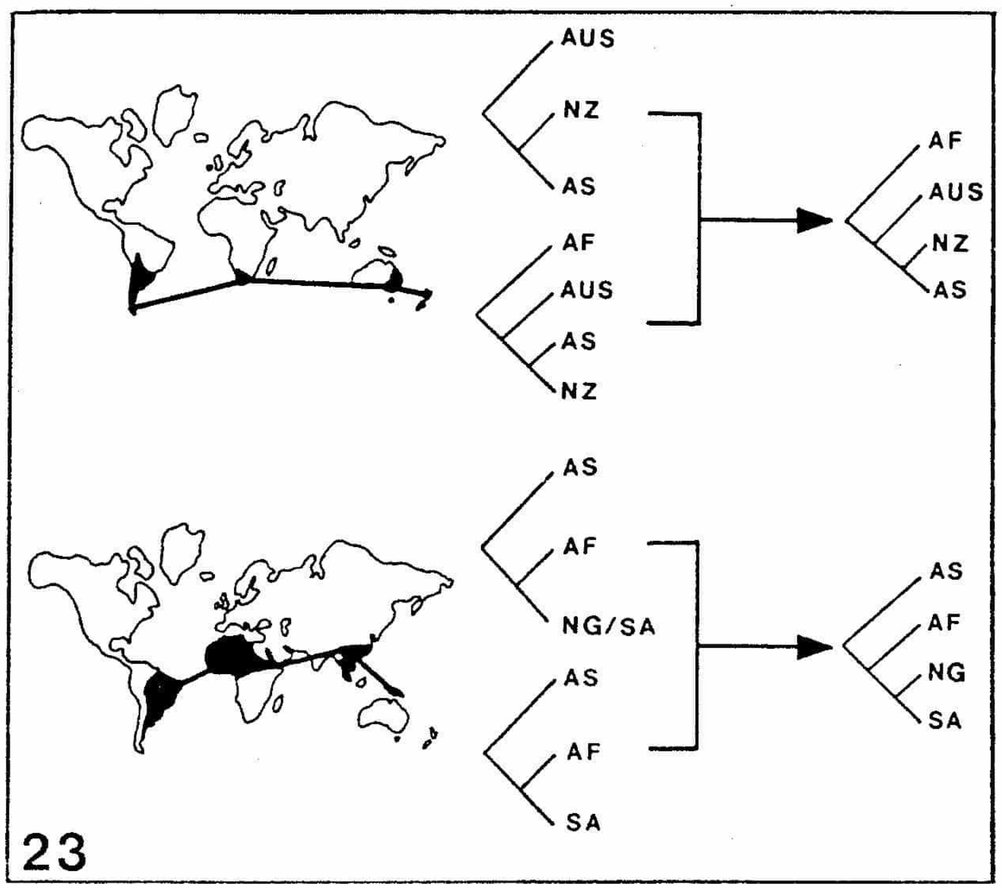


FIGURA 23. *Análisis biogeográfico producto de la combinación de los enfoques panbiogeográfico y cladístico de los cuatro taxa hipotéticos de la Fig. 22*. Se incluyen los trazos generalizados, los cladogramas de áreas y los cladogramas generales de áreas.

cuencia de fragmentación de los dos conjuntos de áreas. Para ello, se determina independientemente la intersección entre los dos pares de cladogramas de áreas, obteniendo dos cladogramas generales de áreas (Fig. 23). De esta manera, si se los aplica en distintas etapas de un mismo análisis, ambos enfoques devienen complementarios en lugar de mutuamente excluyentes.

CONCLUSIONES

Las controversias no han estado ausentes de la historia de la panbiogeografía. Durante la mayor parte de sus 40 años de existencia, la panbiogeografía estuvo al margen de la biología. Es mérito de los investigadores neozelandeses, encabezados por Craw, haberla rescatado de esa margina-

ción. Hoy en día, la panbiogeografía es una activa protagonista del fecundo período por el que atraviesa la biogeografía histórica.

Existe consenso entre los biogeógrafos en que la metodología propuesta por Croizat representa un enfoque positivo y revolucionario al problema del análisis biogeográfico. Sin embargo, mientras que para los biogeógrafos cladistas la panbiogeografía es sólo el precedente histórico que, junto con el cladismo de Henning, condujo a la biogeografía cladística, para los panbiogeógrafos es condición necesaria y suficiente del análisis biogeográfico. El enfrentamiento entre ambos enfoques podría superarse complementando los conceptos de trazo, nodo y línea de base de la panbiogeografía con el método para obtener cladogramas generales de áreas de la biogeografía cladística.

Finalmente, la panbiogeografía constituye una revolución científica (*sensu* Kuhn, 1971), que ilumina las distribuciones de los seres vivos de una manera diferente, y así devela los patrones que se ocultan detrás de ellas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a María M. Cigliano, Marta Crisci, Edgardo Ortiz Jaureguizar, Sergio Roig-Juñent y Nelly E. Vittet por la lectura crítica del manuscrito. Piero Marchionni colaboró en la elaboración de las ilustraciones. Finalmente, los autores hacen constar su agradecimiento al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de la Argentina por su continuo apoyo y a la National Geographic Society por el subsidio 3966-88.

BIBLIOGRAFIA CITADA

BALL, I. R. (1976). Nature and formulation of biogeographic hypotheses. *Syst. Zool.* 24: 407-430.

CHIBA, H. (1988). A lepidopterist's view of panbiogeography. *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 553-568.

CLIMO, F. (1988). Punctid snails. A path to panbiogeography. *Riv. Biol., Biol. Forum*. 81: 533-551.

CRACRAFT, J. (1988). Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Syst. Zool.* 37: 221-236.

CRAW, R.C. (1979). Generalized tracks and dipersal in biogeography: a response to R.M. McDonwall. *Syst. Zool.* 28: 99-107.

CRAW, R.C. (1982). Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat a radical view. Syst. Zool. 31: 304-316.

CRAW, R.C. (1983). Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? *Syst. Zool.* 32: 431-438.

CRAW, R.C. (1984a). Biogeography and biogeographic principles. *N. Z. Entomol.* 8: 49-52.

CRAW, R.C. (1984b). Leon Croizat's biogeographic work: a personal *Tuatara* 27: 8-13.

CRAW, R.C. (1985). Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined: Panbiogeographic analysis of the New Zealand frog *Leiopelma*, the ratite birds and *Nothofagus*. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 23:1-10.

CRAW, R.C. (1987) Revision of the genus *Helastia* sensu stricto with description of a new genus (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae). *N. Z. J. Zool.* 14: 269-293.

CRAW, R.C. (1988a). Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islans. *Syst. Zool.* 37: 291-310.

CRAW, R.C. (1988b). Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. In: Myers, A. A. & P. S. Giller (eds.), Analytical biogeography- an integrate approach to the study of animal and plant distributions, Chapman & Hall, Londres y New York, pp. 405-435.

CRAW, R. C. (1989a). Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *N. Z. J. Zoll.* 16: 485-494.

CRAW, R. C. (1989b). New Zealand biogeography: a panbiogeographic approach. *N. Z. J. Zool.* 16: 527-547.

CRAW, R. C. & G. W. GIBBS. (1984). Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel synthesis. *Tuatara* 27: 1-75.

CRAW, R. C. & M. HEADS. (1988). Reading Croizat. On the edge of biology. *Riv. Biol., Biol. Forum*. 81: 499-532.

CRAW, R. C. & R. PAGE. (1988). Panbiogeography: method and metaphor in the new biogeography. *In:* Ho, M. W. & S. W. Fox, Evolutionary process and metaphors, John Wiley & Sons Ltd., pp. 163-189.

CRAW, R. C. & P. WESTON. (1984). Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.* 33: 1-33.

CRISCI, J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? *J. Theor. Biol.* 97: 35-41.

CRISCI, J. V., M. M. GIGLIANO, J. J. MORRONE & S. ROIG-JUÑENT. Hystorical biogeography of southern South America: a cladistic approach. *Inéd.*

CROIZAT, L. (1952). Manual of Phytogeography. Junk, The Hague.

CROIZAT, L. (1958). Panbiogeography. Volúmenes 1, 2a, y 2b. Publicados por el autor, Caracas.

CROIZAT, L. (1961). Principia Botanica. Volúmenes 1a y 1b. Publicados por el autor, Caracas.

CROIZAT, L. (1964). Space, time, form: The biological synthesis. Publicado por el autor, Caracas.

CROIZAT, L. (1965). An introduction to the subgeneric classification of Euphorbia L. with stress on the south african and Malagasy species. *Webbia* 20: 573-706.

CROIZAT, L. (1976). Biogeografía analítica y sintética ("panbiogeografía") de las Américas. Volúmenes 1 y 2. La Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela, Caracas.

CROIZAT, L. 1982. Vicariance vicariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography", etc.: A Clarification. *Syst. Zool.* 31: 291-304.

CROIZAT, L. (1981). Biogeography: past, present, and future. In: Nelson, G. & D. E. Rosen (eds.), Vicariance Biogeography: a critique, pp. 501-523. Biogeography", etc.: A clarification. *Syst. Zool.* 31: 291-304.

CROIZAT, L., G. NELSON & D. E. ROSEN. (1974). Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23: 265-287.

DARLINGTON, P. J. Jr. (1957). *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. John Wiley & sons, New York.

DARWIN, C. (1859). On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggles for life. Murray, Londres.

DE CANDOLLE, A. -P. (1820). "Géographie botanique". *Dictionnaire des sciences naturelles* 18: 359-422.

DIETZ, E. J. (1983). Premutation tests for association between two distance matrices. *Syst. Zool.* 32: 21-26.

DOUGLAS, M. E. & J. A. ENDLER. (1982). Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *J. Theor. Biol.* 99: 777-795.

FELSENSTEIN, J. (1986). PHYLIP. University of Washington, Seattle.

GREHAN, J. R. (1984). The host range of *Aenetus virescens* (Lepidoptera: Hepialidae) and its evolution. *N. Z. Entomol.* 8: 52-61.

GREHAN, J. R. (1988a). Panbiogeography: evolution in space and time. *Riv. Biol. Forum*. 81: 469-498.

GREHAN, J. R. (1988b). The natural biogeographic regions. *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 569-575.

GREHAN, J. R. (1988c). Biogeographic homology. Ratites and the southern beeches. *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 577-587.

GREHAN, J. R. & I. M. HENDERSON. (1988). Panbiogeography. *In:* Archer, M.; G. Clayton & J. Long (eds.), Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia. Hesperian Press, Marrickville.

HARARY, F. (1969). Graph theory. Addison-Wesley, Reading.

HEADS, M. J. (1985). On the nature of ancestors. *Syst. Zool.* 34: 205-215.

HEADS, M. J. (1987). Biogeography and taxonomy of some New Zealand plants. Tesis doctoral, Universidad de Otago, Dunedin.

HENDERSON, I. (1985). Systematic studies of New Zealand Trichoptera and critical analysis of systematic methods. Tesis doctoral, Universidad Victoria, Wellington.

HENNING, W. (1966). Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana.

HUMPHRIES, C. J. (1981). Biogeographical methods and the Southern Beeches *Advances in Cladistics, New York Bot. Gard.*, pp. 117-207.

HUMPHRIES, C. J. & L. R. PARENTI. (1986). Cladistic biogeography. Oxford University Press, Oxford.

HUMPHRIES, C. J. & O. SEBERG. (1989). Graphs and generalized tracks: Some comments on method. *Syst. Zool.* 38: 69-76

HUTTON, F. W. (1873). On the geographical relations of the New Zealand fauna *Trans. Proc. N. Z. Inst.* 5:227-256.

KAMP, P. J. J. (1986). Late Cretaceous - Cenozoic tectonic development of the southwest Pacific region. *Tectonophysics* 122: 1-27.

KUHN, T. S. (1971). *La estructura de las revoluciones científicas*. Breviarios del Fondo de Cultura Económica, México.

LAKATOS, I. (1978) The methodology of scientific research programs. Philo sophical papers, Volume I, Cambridge University Press, Cambridge University Press, Cambridge.

LEQUESNE, W. J. (1969). A method of selection of characters in numerical taxonomy, *Syst. Zool.* 18: 201-205.

LEQUESNE, W. J. (1982). Compatibility analysis and its applications. *Zool. J. Linn. Soc.* 74: 267-275.

LILLIE, A. R. (1980). *Strata and structure in New Zealand*. Tohunga, Auckland.

MANTEL, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.

MATTHEW, W. D. (1915). Climate and evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 24: 171-318.

MAYEDA, W. (1972). Graph theory. Wiley- Interscience, New York.

MAYR, E. (1946). History of the north american bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 3-41

MEACHAM, C. (1984). Evaluating characters by character compatibility analysis. *In:* Duncan T. & T. F. Stuessy (eds.), Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history, Columbia University Press, New York.

MYERS, A.A. & P. S. GILLER. (1988). Process, pattern and scale in biogeography. *In* Myers, A. A. & P. S. Giller (eds.), Analytical biogeography- an integrated approach to the study of animal and plant distributions, Chapman & Hall, Londres y New York, pp. 3-12.

MYERS, G. S. (1953). Ability of amphibians to cross sea barriers, with essential reference to Pacific biogeography. *Proc. 7th Pac. Sci. Congr.* 4: 19-27.

NELSON, G. (1969). The problem of historical biogeography. *Syst. Zool.* 18: 243-246

NELSON, G. (1973). Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.* 22: 312-320.

NELSON, G. (1974). Historical Biogeography: An alternative formalization. *Syst. Zool.* 23: 555-558.

NELSON, G. (1978). From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.* 11: 269-305.

NELSON, G. (1983). Vicariance and cladistics. Historical perspectives with implications for the future. *In:* Sims, R. W. *et al.* (eds.), Evolution, time and space: the emergence of the biosphere, Academic Press, Londres y New York, pp. 469-492.

NELSON, G. & N. I. PLATNICK. (1980). A vicariance approach to historical biogeography. *Bioscience* 30: 339-343.

NELSON, G. & N. I. PLATNICK. (1981). Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.

PAGE, R. D. M. (1987). Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's Panbiogeography. *Syst. Zool.* 36: 1-17.
PATTERSON, C. (1981). Methods of paleobiogeography. *In:* Nelson, G. & D. E. Rosen (eds.), Vicariance Biogeography: a critique, Columbia University Press, pp. 446-489.
PLATNICK, N. I. & G. NELSON. (1978). A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.* 27: 1-16.
PLATNICK, N. I. & G. NELSON. (1988). Spanning tree biogeography: shortcut, detour or dead- end? *Syst. Zool.* 37: 410-419.
ROSEN, D. E. (1976). A vicariance model of caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24: 431-464.
ROSEN, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159-188.
SCHNELL, G. D., D. J. WATT & M. E. DOUGLAS. (1985). Statistical comparison of proximity matrices: Applications in animal behaviour. *Anim. Behav.* 33: 239-253.
SEBERG, O. (1986). A critique of the theory and methods of Panbiogeography. *Syst. Zool.* 35: 369-380.
SIMPSON, G. G. (1940). Mammals and land bridges. *J. Wash. Acad. Sci.* 30: 137-163.
SKOTTSBERG, C. (1936). Antarctic plants in Polynesia. *In:* Essays in geobotany in honour of W. A. Setchell. University of California Press, California.
SOKAL, R. R. (1979). Testing statistical significance of geographic variation. *Syst. Zool.* 28: 227-232.
SOKAL, R. R. & N. L. ODEN. (1978a). Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 10: 199-228.
SOKAL, R. R. & N. L. ODEN. (1978b). Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 10: 229-249.
VAN STEENIS, C. G. G. J. (1934-1935). On the origin of the malaysian mountain flora. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg.* 13: 135-262, 289-417.
WALLACE, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals*. MacMillan & Co., Londres.
WILEY, E. O. (1987). Methods in vicariance biogeography. *In:* Hovenkamp, P. *et al.* (eds.), Systematics and evolution: a matter of diversity, Institute of Systematic Botany, Utrecht University, pp. 283-306.
WILSON, E. O. (1965). A consistency test for phylogenies based on contemporaneous species. *Syst. Zool.* 14: 214-220.
WILSON, R. J. & L. W. BEINKE *(eds.)*. (1979). Applications of graph theory. Academic Press, Londres.
WORMALD, N. (1984). Generating random regular graphs. *J. Algorithms* 5: 247-280.
ZANDEE, M. & M. C. ROOS. (1987). Component- compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.